

DOI: 10.20103/j.stxb.202312212778

秦韬,魏雪,任晓,唐思思,代江慧,马金豪,王玉英,吴鹏飞.禁牧和放牧条件下施氮肥对高寒草甸线虫群落的影响.生态学报,2024,44(16): 7347-7359.

Qin T, Wei X, Ren X, Tang S S, Dai J H, Ma J H, Wang Y Y, Wu P F. Effects of nitrogen addition on nematode communities in the grazed and ungrazed alpine meadows. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(16): 7347-7359.

禁牧和放牧条件下施氮肥对高寒草甸线虫群落的影响

秦 韬, 魏 雪, 任 晓, 唐思思, 代江慧, 马金豪, 王玉英, 吴鹏飞*

西南民族大学草地资源学院, 成都 610041

摘要:土壤线虫对生态系统的功能与稳定性具有重要指示作用。为查明施氮肥对禁牧和放牧条件下高寒草甸生态系统的影响, 2021 年 4 月在川西北红原县境内的围栏观测样地内外分别设置梯度为 0 g/m²、20 g/m²、40 g/m² 和 60 g/m² 的氮肥添加实验。于 2021 和 2022 年 9 月对各样地土壤线虫群落和土壤理化性质进行调查。结果表明: (1) 连续两年施肥改变了禁牧与放牧高寒草甸土壤线虫群落组成结构及营养结构; (2) 线虫的类群数和 Shannon 指数以禁牧样地显著高于放牧样地, 且在禁牧样地随年际变化显著下降, 在放牧样地显著上升; 线虫密度则以禁牧样地显著低于放牧样地; (3) 连续两年施肥显著增加了禁牧与放牧草地的食真菌线虫密度, 降低了植食性线虫密度, 使营养结构以食细菌和植食性线虫为主转变成以食细菌和食真菌线虫为主; (4) 禁牧样地线虫的基础指数显著低于放牧样地, 自由生活线虫成熟度指数和结构指数显著高于放牧样地; 随着年际变化, 放牧样地的基础指数和通道指数呈显著下降, 富集指数和结构指数显著增加, 而禁牧样地各生态指数均无显著变化。研究表明对放牧条件下的高寒草甸施氮肥有利于提高线虫群落多样性和土壤食物网稳定性。因此, 建议对放牧利用下的高寒草甸进行适当施氮肥。

关键词:高寒草甸; 放牧; 氮肥添加; 土壤线虫; 土壤食物网

Effects of nitrogen addition on nematode communities in the grazed and ungrazed alpine meadows

QIN Tao, WEI Xue, REN Xiao, TANG Sisi, DAI Jianghui, MA Jinhao, WANG Yuying, WU Pengfei*

College of Grassland Resources, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China

Abstract: Soil nematodes are widely used as an indicator of the function and stability of terrestrial ecosystems. The experiments were conducted in April 2021, Hongyuan county, Northwestern Sichuan to reveal the effects of nitrogen addition on the ungrazed and grazed alpine meadows. The gradients of nitrogen additions included 0 g/m², 20 g/m², 40 g/m² and 60 g/m². Soil nematode communities and soil properties were surveyed in September, 2021 and 2022. The results showed that: (1) the taxonomic composition and trophic structure of soil nematode communities in the grazed and ungrazed alpine meadows changed during the two continued years of nitrogen addition. (2) The nematode abundance was significantly lower, while the taxonomical richness and Shannon index were significantly higher in the ungrazed than grazed alpine meadows. The taxonomical richness and Shannon index significantly decreased in ungrazed, but significantly increased in grazed alpine meadows with increasing year. (3) Two continued years of nitrogen addition significantly increased the abundance of fungivores, but significantly decreased the abundance plant-parasites in the grazed and ungrazed alpine meadows, leading to the dominant trophic groups shifted from the bacterivores and plant-parasites to the bacterivores and

基金项目:国家自然科学基金项目(U20A2008);第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0302);四川省自然科学基金项目(2022NSFSC1693);研究生创新型科研项目(ZD2023776)

收稿日期:2023-12-21; **网络出版日期:**2024-06-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wupf@swun.edu.cn

fungivores. (4) The basal index of nematodes was significantly lower, but the maturity index and structure index were significantly higher in the ungrazed than the grazed alpine meadows. The basal index and channel index decreased significantly, and enrichment index and structure index increased significantly with increasing year in the grazed alpine meadows, with no significant changes observed for the ecological index of nematode communities with increasing year in the ungrazed alpine meadows. The study shows that nitrogen addition can promote the nematode diversity and soil food web stability in the grazed alpine meadows. Therefore, an appropriate amount of nitrogen fertilizer can be added to the grazed alpine meadows.

Key Words: alpine meadows; grazing; nitrogen addition; soil nematodes; soil food web

青藏高原拥有我国最大的天然草地面积,其面积约为 $1.30 \times 10^6 \text{ km}^2$,占全国天然草地面积的 46.35%^[1]。高寒草甸是青藏高原上的最典型植被类型。高寒草甸有效氮矿化速率慢^[2],尤其是植物生长季节矿化的有效态氮仅占土壤总氮的 1.59%^[3],而植物生长易受土壤养分尤其是氮的限制^[4]。另一方面,家畜数量不断增长也导致草畜矛盾问题日益突出^[5]。因此,合理添加氮肥是降低高寒草甸养分限制,增加草地生产力的有效的方式^[6]。而如何对高寒草甸生态系统做到科学施肥是草地管理面临的一个现实问题。

土壤线虫数量多、种类丰富,在土壤食物网占据多个营养级,是碎屑食物网的重要组成部分,对生物地球化学循环^[7]、植物群落生长与演替^[8]、土壤结构和肥力维持^[9]起着重要的调控作用。由于具有世代周期短、对外界扰动极为敏感和易于保存鉴定等生物学特点,土壤线虫能够指示土壤食物网能量流动途径^[10]及环境受干扰的程度^[11]。土壤线虫群落结构和多样性与植物群落组成和土壤理化性质等生物和非生物因素密切相关^[12–14],因此植物群落与土壤理化性质的变化必定会影响土壤线虫群落组成。

在高寒草甸草原生态系统中,施氮肥会影响草原生态系统的植物群落结构与生产力^[15]、土壤理化性质^[16]和土壤微生物群落^[17],从而直接或间接影响土壤线虫群落。张志委等^[18]在内蒙古草原的研究中发现施尿素会显著降低土壤线虫总丰度;胡靖^[19]在青藏高原东缘的长期实验中发现,施肥会显著降低线虫多样性并改变其营养类群结构。以上施肥研究主要在围栏草地中进行,而青藏高原高寒草甸最主要的利用方式为放牧。研究表明放牧会降低植物高度及盖度,并导致土壤中全氮、铵态氮和微生物量氮等含量降低^[20–21]。此外,放牧活动还能够通过改变高寒草甸植物群落^[22]、土壤理化性质^[23]间接影响土壤线虫群落组成和多样性。已有研究发现,施氮肥可以减轻放牧对草地土壤理化性质及土壤线虫的负面影响^[13]。为保护高寒草甸的生态及生产功能,防止放牧导致高寒草甸退化,需要对放牧状态的高寒草甸施加氮肥。过量的氮可能对植物群落和地下生物产生不利影响^[24],也可能通过淋洗或反硝化而流失^[25]。因此如何客观评估放牧条件下高寒草甸对施氮的响应及合理的施氮量是需要解决的首要问题,这是对高寒草甸进行科学管理的前提。由于地上植物群落由于受放牧牲畜啃食和践踏的影响,很难利用植物群落的变化来客观评估施肥效果。土壤线虫对放牧干扰具有敏感性^[26],且群落组成变化可指示土壤质量^[11]。因此,土壤线虫是评估放牧条件下高寒草甸对施肥响应的理想生物。

本研究以川西北高寒草甸为研究对象,通过设置放牧、禁牧两种草地利用方式及三种氮肥梯度控制实验,观测土壤线虫群落组成和多样性变化来评估不同利用方式下施氮肥对高寒草甸生态系统的影响。研究结果可以为放牧高寒草甸制定科学的施肥方案提供技术支撑,促进高寒草甸生态保护及可持续利用。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝藏族羌族自治州红原县境内的西南民族大学青藏高原生态保护与畜牧业高科技创新实践研发基地(简称“基地”)。地理坐标为北纬 $32^\circ 49.823'$,东经 $102^\circ 35.237'$,海拔为 3494 m。该区属于大陆性高原寒温带半湿润气候,日温差大,春秋两季较短,年平均气温 1.4°C 。降水主要集中在 5—8 月份,年

平均降水量为 749.1 mm。太阳辐射强烈,年均日照 2400 h。其独特的气候、地理特征形成了高寒草甸生态系统。主要植物为苔草(*Carex ivanoviae*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和黑紫披碱草(*Elymus atratus*)等,杂类草植物主要有翻白委陵菜(*Potentilla discolor*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)和藏蒲公英(*Taraxacum tibetanum*)。样地植被盖度超过 90%。该区域主要土壤类型为亚高山草甸土。

1.2 施肥方案

2021 年,在红原基地内长期围栏观测样地内外各选择一块面积为 15 m×30 m 的典型高寒草甸分别作为禁牧施肥和放牧施肥观测实验样地。禁牧施肥样地是在 2018 年春季开始围栏禁牧,放牧施肥样地是长期全年自由放牧。每块样地中各设置 20 个 2 m×3 m 的样方,每个样方间隔 0.5 m,四角用木桩固定标记。该区域已有研究发现,在围栏样地按 30 g/m² 量连续 9 年施加含氮量为 46% 尿素(CO(NH₂)₂)的情况下土壤节肢动物的密度及多样性仍呈增加趋势^[27],表明 30 g/m² 的年施尿素量对高寒草甸地下生物影响较弱;而关于施尿素对植物群落影响的研究表明高寒草甸最佳尿素添加量应在 25—60 g/m² 之间,且不宜超过 60 g/m²^[28]。因此,我们设置了 0、20、40 g/m² 和 60 g/m² (CK、N₂₀、N₄₀、N₆₀) 4 种施氮肥(含 N 量 46% 尿素)梯度,每个梯度 5 次重复。每块样地内的 20 个样方均采用随机区组排列。每年 4 月底将尿素均匀撒在每个样方内。

1.3 土壤线虫采集与鉴定

于 2021 和 2022 年 9 月下旬,使用直径 5 cm 的土钻在每个 2 m×3 m 样方内根据对角线法选取三个点,钻取 0—10 cm 土样,混合均匀后装入自封袋并编号。实验室内,每个土样称取 50 g 鲜土,用湿漏斗法(Baermann 法)分离土壤线虫,连续分离 48 h,分离出来的线虫保存在 5% 福尔马林溶液中。参考《中国土壤动物检索图鉴》^[29]和《长白山森林土壤线虫:形态分类与分布格局》^[30],在光学显微镜(Leica DM3000)、倒置显微镜(Leica Model DMIL)及全自动景深体式镜(Leica M205C)等仪器下对土壤线虫进行鉴定。一般鉴定到属,少数优势类群鉴定到种,并统计个体数量。每个样品随机鉴定 100 条,剩余个体全部计数。根据鉴定的 100 条线虫类群组成情况估算该样品的线虫组成。另外,根据食性特征将土壤线虫划分为 4 个主要的营养类群:食细菌(bacterivores, Ba)、食真菌(fungivores, Fu)、植物寄生(plant parasites, Pl)和捕食-杂食(omnivore-predators, Om)线虫。

1.4 土壤理化性质分析

采集各样地内 0—10 cm 的混合土样一份 1 kg 左右,经风干、研磨、过筛后,用于分析土壤理化性质。土壤化学性质依据《土壤农业化学分析方法》^[31]测定。土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)采用重铬酸钾氧化-外加热法,速效钾(Available potassium, AK)采用乙酸铵浸提,火焰光度计法,碱解氮(Available nitrogen, AN)采用碱解扩散法,速效磷(Available phosphorus, AP)采用氟化铵-盐酸浸提,土壤 pH 值用电位法测定;土壤含水量(Water content, WC)采用烘干法测定。

1.5 数据分析与处理

根据线虫各类群密度占总密度百分比来划分类群,其中 10% 以上为优势类群,1%—10% 为常见类群,1% 以下为稀有类群^[32]。

计算土壤线虫群落的密度(条/100 g 干土)、丰富度指数(Taxonomical richness)(用类群数代表)、Shannon 指数 H 和均匀度指数 E(Pielou index)^[33]。

计算线虫群落的生态指数:自由生活线虫成熟度指数(Maturity index, MI)^[33]、植物寄生线虫成熟度指数(Plant parasite index, PPI)^[34]、基础指数(Basal index, BI)^[9]、通道指数(Channel index, CI)^[9]、富集指数(Enrichment index, EI)^[9]和结构指数(Structure index, SI)^[9]。其中,BI 用于表示土壤食物网的抵抗力,值越大抵抗力越强;CI 能分析出土壤食物网的优势分解通道,值大于 50 表明以真菌分解通道为主,值小于 50 表明以细菌分解通道为主;MI 越高生态系统成熟度越高,反之生态系统退化,PPI 在环境受干扰的情况下会升高^[33]。EI 指示外界养分输入状况,值越大,外界养分输入越多;SI 表示食物链长度和食物网的复杂性与连通性,值越大,食物链越长,食物网连通性与复杂度越高^[9]。

1.6 统计分析

采用主成分分析法(Principal component analysis, PCA)对不同利用条件下各施肥梯度的土壤线虫群落进行排序,以分析处理间线虫群落组成结构变化。

先用三因素方差分析(Three-way ANOVA)检验不同年际间、不同施肥梯度和利用方式下土壤线虫群落密度及多样性的变化。如果差异显著,再用单因素方差分析(One-way ANOVA)分别检验年际、施肥梯度和放牧处理各自对土壤线虫群落的影响。分析前,先对土壤线虫密度、多样性和生态指数等用 Anderson-Darling test 进行正态性检验,并用 Bartlett test 检验方差齐性。对不符合正态的数据进行 Box-Cox 正态转化。对符合正态和方差齐性的数据分析后,如果差异显著,采用 LSD 法进行多重比较。对转换后仍不符合正态分布或方差不齐的数据用非参数 Kruskal-Wallis 检验;如果差异显著,用 DunnTest 进行多重比较。

采用去趋势对应分析(Detrended correspondence analysis, DCA)对线虫群落组成进行排序,使用典范对应分析(Canonical correspondence analysis, CCA)对土壤线虫群落与土壤环境因子之间的关系进行排序。此外,用多元回归分析(Stepwise 法)检验线虫群落密度、多样性及生态指数与环境因子间的关系。

数据作图与分析使用 Origin 2018、Canoco 5、IBM SPSS 26.0 和 R 4.2.3 软件完成。

2 结果与分析

2.1 土壤线虫群落组成结构

禁牧草地共分离出土壤线虫 58233 条,隶属于 2 纲 9 目 49 科 120 属(名录表略)。土壤线虫平均密度为 3990 条/100 g 干土。在线虫属水平上,优势属是拟丽突属(*Acrobeloides*),所占比例为 10.66%;常见类群包括真滑刃属(*Aphelenchus*)和头叶属(*Cephalobus*)等 29 属,所占比例为 67.07%;稀有类群包括中矛线属(*Mesodorylaimus*)和齿杆属(*Odontorhabdites*)等 99 属,所占比例为 22.27%。

放牧草地共采集土壤线虫 77701 条,隶属于 2 纲 7 目 36 科 75 属。土壤线虫平均密度为 5288 条/100 g 干土。在属的水平上,优势属为拟丽突属(*Acrobeloides*),所占比例为 14.12%;常见类群包括真滑刃属(*Aphelenchus*)和盘旋属(*Rotylenchus*)等 24 属,所占比例为 70.48%;稀有类群包括短体属(*Pratylenchus*)棱咽属(*Prismatolaimus*)等 61 属,所占比例为 15.40%。

主成分分析(PCA)表明,2021 年禁牧和放牧前两个排序轴的累计贡献率为 31.68%和 7.03%,置换多元方差分析(PERMANOVA)分析结果表明,放牧和禁牧两种利用方式对线虫群落组成有显著影响,而放牧及禁牧处理内各施肥梯度间线虫群落组成较为相似(图 1)。在 PC1 轴上影响群落组成的主要类群包括毛刺属(*Trichodorus*)和垫咽属(*Tylencholaimus*)等,PC2 轴上影响群落组成的主要类群为盘旋属(*Rotylenchus*)和拱唇属(*Teratocephalus*)等。

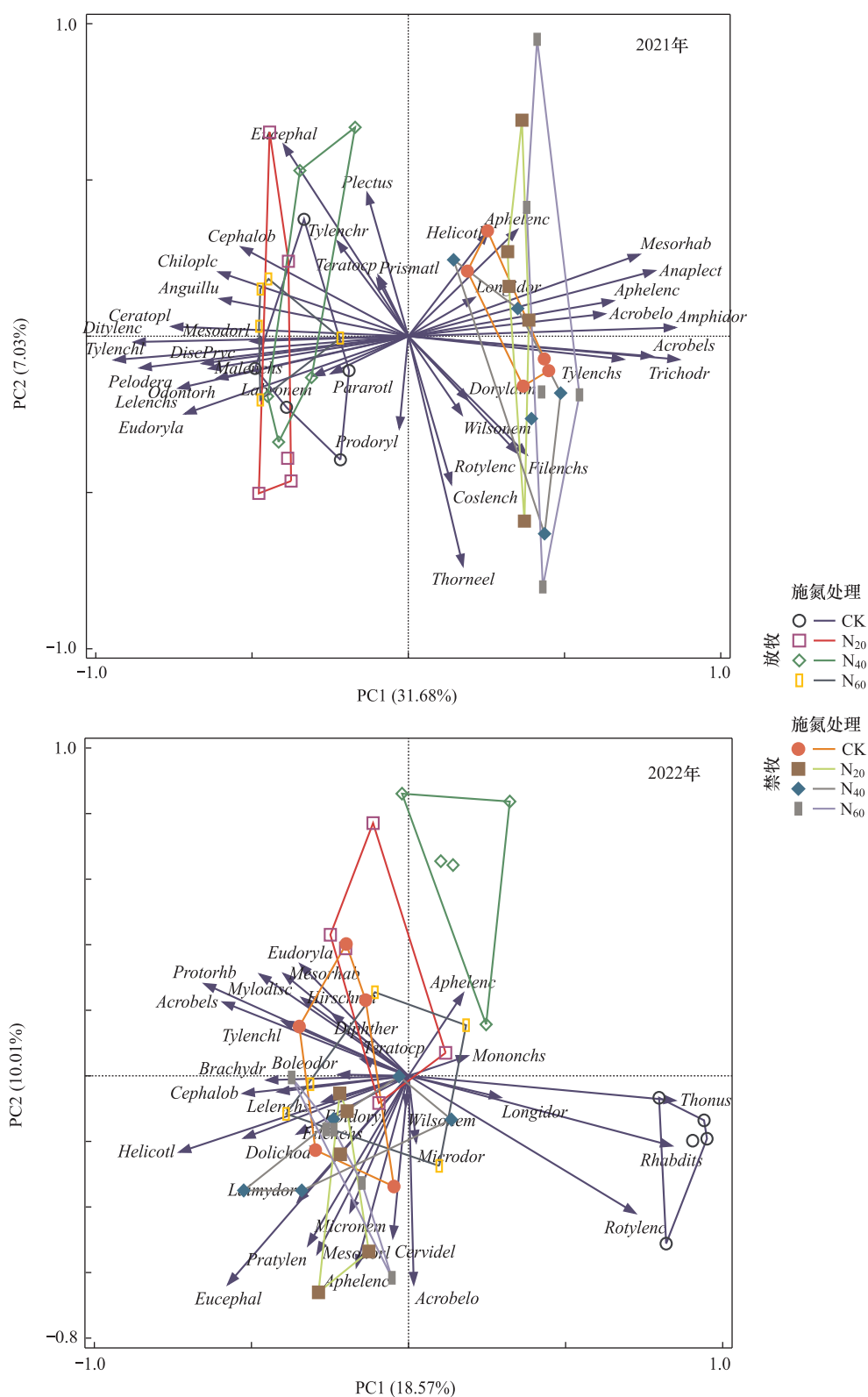
2022 年禁牧和放牧前两个排序轴的累计贡献率分别为 18.57%和 10.01%,禁牧样地 CK 和 N₄₀处理的线虫群落与其他处理间差异明显(图 1)。PC1 轴上的主要影响类群包括盘旋属(*Rotylenchus*)和原杆属(*Protorhabdites*)等,PC2 轴上的主要影响类群包括头叶属(*Cephalobus*)和真头叶属(*Eucephalobus*)等(图 1)。

2.2 土壤线虫群落密度及多样性

统计分析结果表明,禁牧处理线虫的类群数、Shannon 指数显著高于放牧处理($P<0.001$),密度显著低于放牧处理($P<0.01$)。此外,线虫群落的类群数和 Shannon 指数还受放牧和年际的交互作用影响(表 1)($P<0.01$ 或 0.001),2021 年线虫类群数和 Shannon 指数在禁牧样地显著高于 2022 年($P<0.001$),而在放牧样地显著低于 2022 年($P<0.001$)。禁牧条件下,2022 年线虫群落的类群数、Shannon 指数和均匀度指数随施氮肥梯度增加显著波动,放牧条件下的线虫密度及多样性指数在施肥梯度间均无显著变化(图 2)。

2.3 土壤线虫营养类群结构

禁牧样地中食细菌线虫与植食性线虫密度显著低于放牧样地,杂食-捕食线虫相对密度显著高于放牧样地。此外,植食性线虫的密度及相对密度还受放牧处理和年际交互作用的影响(表 2),2021 年食真菌线虫和



<http://www.ecologica.cn>

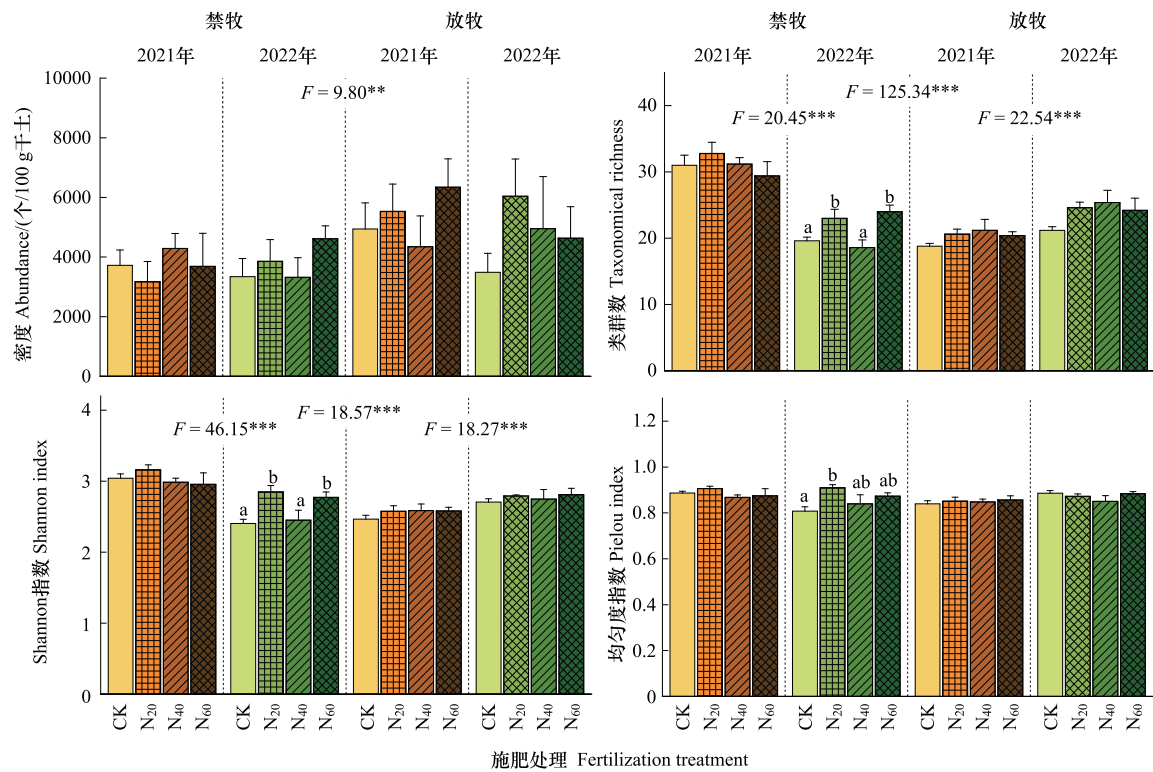


图 2 放牧与禁牧条件下各氮肥梯度的土壤线虫群落密度及多样性

Fig.2 The abundance, taxonomical richness, Shannon index and Pielou index of soil nematode communities across different nitrogen gradients in the grazed and ungrazed alpine meadows

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$; 不同小写字母表示同一年内相同处理的不同施肥梯度间差异显著 ($P < 0.05$)

表 1 土壤线虫群落密度及多样性的三因素方差分析

Table1 The results of three-way ANOVA on the abundance and diversity indices of soil nematode communities

指数 Index	放牧 Grazing	施肥 Fertilization	年际 Year	施肥×放牧 Fertilization× Grazing	施肥×年际 Fertilization× Year	放牧×年际 Grazing×Year	施肥×放 牧×年际 Fertilization× Grazing×Year
密度 Abundance	9.80 **	1.08 ^{ns}	0.29 ^{ns}	0.76 ^{ns}	0.59 ^{ns}	0.50 ^{ns}	1.16 ^{ns}
类群数 Taxonomical richness	51.36 ***	3.56 *	28.66 ***	2.29 ^{ns}	2.11 ^{ns}	133.88 ***	1.83 ^{ns}
Shannon 指数 Shannon index	18.57 ***	4.73 **	6.75 *	2.04 ^{ns}	1.86 ^{ns}	63.53 ***	1.69 ^{ns}
均匀度指数 Pielou index	1.33 ^{ns}	3.49 *	0.02 ^{ns}	2.47 ^{ns}	0.89 ^{ns}	9.20 **	2.28 ^{ns}

* : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$

表 2 土壤线虫各营养类群密度及相对密度的三因素方差分析

Table 2 The results of three-way ANOVA on the trophic groups of soil nematode communities

营养类群 Trophic groups	放牧 Grazing	施肥 Fertilization	年际 Year	施肥×放牧 Fertilization× Grazing	施肥×年际 Fertilization× Year	放牧×年际 Grazing×Year	施肥×放 牧×年际 Fertilization× Grazing×Year
密度 Abundance							
食细菌线虫 Ba	8.52 **	0.94 ^{ns}	1.56 ^{ns}	0.01 ^{ns}	0.64 ^{ns}	0.43 ^{ns}	2.70 ^{ns}
食真菌线虫 Fu	3.74 ^{ns}	1.33 ^{ns}	20.06 ***	0.29 ^{ns}	0.86 ^{ns}	0.10 ^{ns}	0.79 ^{ns}
植食性线虫 Pl	16.75 ***	0.80 ^{ns}	26.27 ***	1.07 ^{ns}	1.43 ^{ns}	9.48 ** s	0.73 ^{ns}
捕食杂食线虫 Om	2.21 ^{ns}	1.22 ^{ns}	5.86 *	1.28 ^{ns}	1.33 ^{ns}	0.19 ^{ns}	0.53 ^{ns}
相对密度 Percentage							
食细菌线虫 Ba	1.67 ^{ns}	1.51 ^{ns}	4.66 *	2.64 ^{ns}	1.66 ^{ns}	0.47 ^{ns}	4.27 *
食真菌线虫 Fu	0.02 ^{ns}	0.17 ^{ns}	56.06 ***	0.14 ^{ns}	0.74 ^{ns}	0.92 ^{ns}	2.60 ^{ns}
植食性线虫 Pl	1.59 ^{ns}	0.74 ^{ns}	31.77 ***	0.51 ^{ns}	1.91 ^{ns}	5.99 *	0.67 ^{ns}
捕食杂食线虫 Om	21.06 ***	2.52 ^{ns}	9.54 **	0.89 ^{ns}	0.89 ^{ns}	1.51 ^{ns}	1.12 ^{ns}

Ba: 食细菌线虫 Bacterivore; Fu: 食真菌线虫 Fungivore; Pl: 植食性线虫 Plant parasites; Om: 杂食-捕食线虫 Omnivores-predators; * : $P < 0.05$;

** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$

杂食-捕食线虫密度及相对密度显著低于 2022 年 ($P<0.05, 0.01$ 或 0.001), 植食性线虫密度及相对密度显著高于 2022 年 (图 3) ($P<0.01$ 或 0.001)。

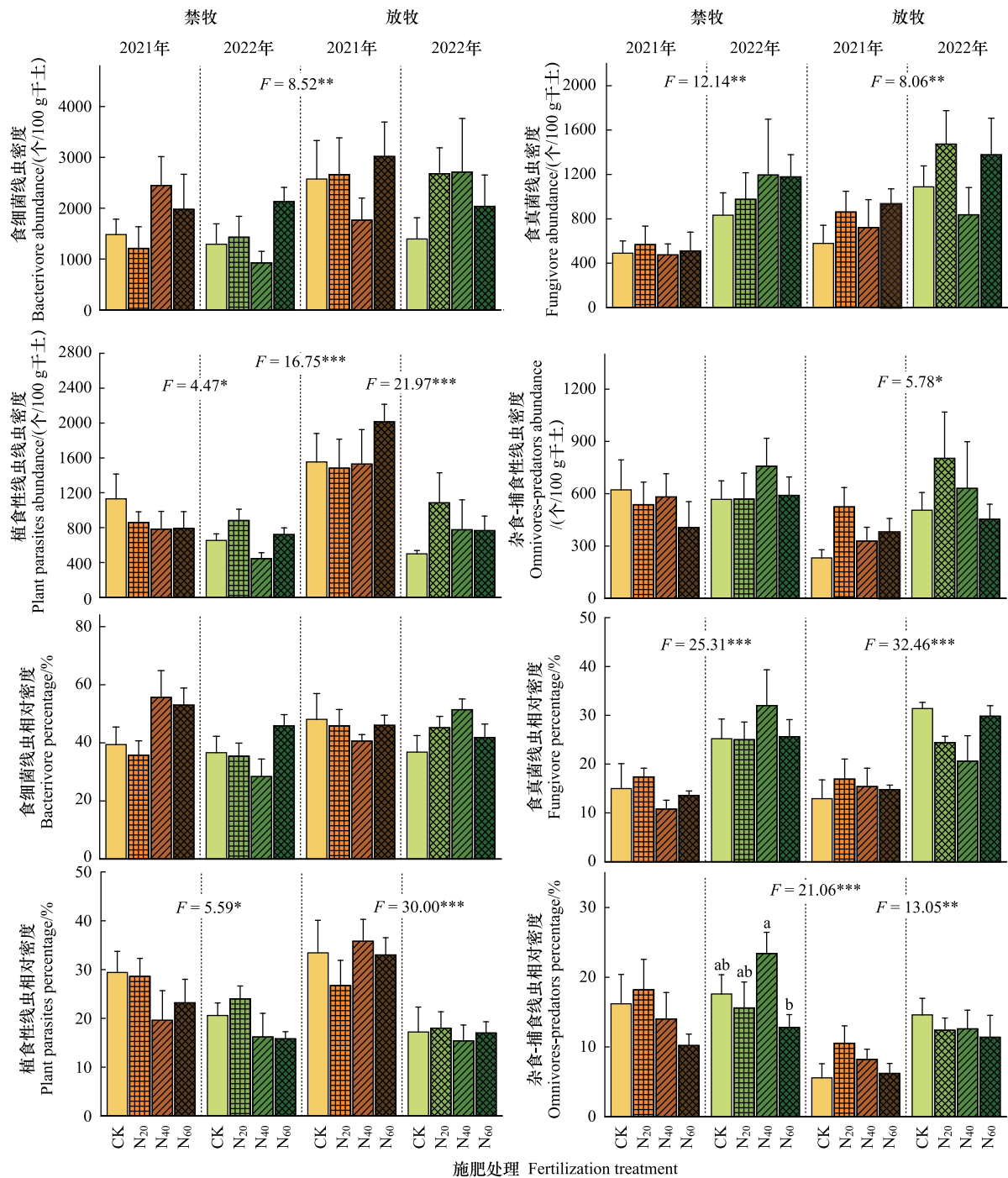


图 3 放牧和禁牧条件下各施氮肥梯度间土壤线虫营养类群密度及相对密度

Fig.3 The abundances and percentages of the trophic groups of the soil nematode across different nitrogen gradients in the grazed and ungrazed alpine meadows

*: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$; ns: $P>0.05$; 不同小写字母表示同一年内相同处理的不同施肥梯度间差异显著 ($P<0.05$)

2.4 土壤线虫生态指数

禁牧处理中线虫的基础指数显著低于放牧处理, 自由生活线虫成熟度指数和结构指数显著高于放牧处理

(表3) ($P < 0.001$)。禁牧样地 2021 年 N_{40} 的通道指数显著低于 CK ($P < 0.05$), 2022 年 CK 和 N_{60} 的基础指数显著高于 N_{40} ($P < 0.01$), 而结构指数显著低于 N_{40} ($P < 0.05$); 放牧样地 2021 年 N_{20} 的基础指数显著低于 CK ($P < 0.01$), 2022 年 CK 的通道指数显著高于 N_{20} 和 N_{40} ($P < 0.01$)。禁牧样地各生态指数在年际均无显著变化, 而 2021 年放牧样地的基础指数和通道指数显著高于 2022 年 ($P < 0.001$), 富集指数和结构指数则显著低于 2022 年 (图4) ($P < 0.01$ 或 $P < 0.001$)。

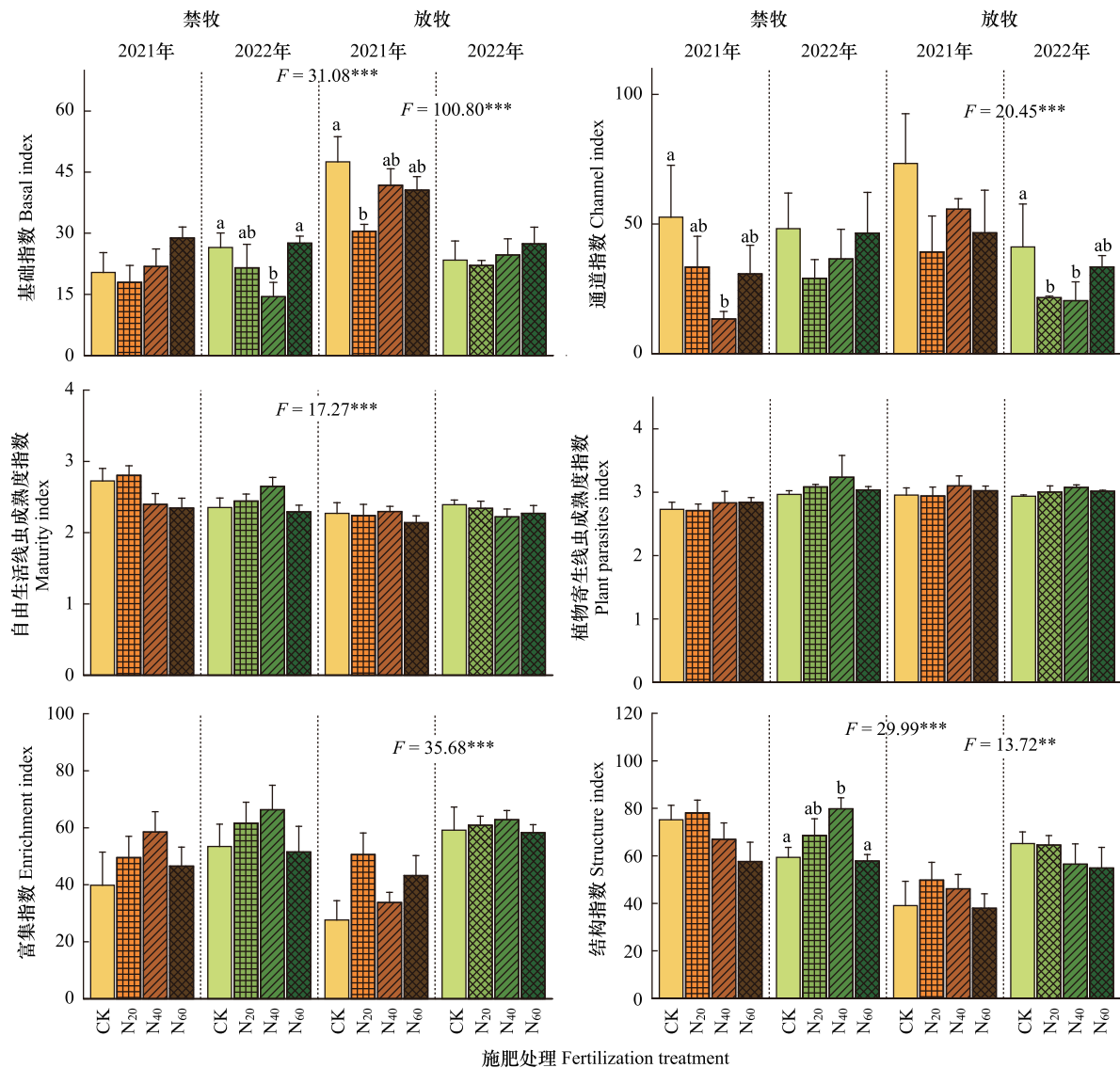


图4 放牧与禁牧处理下各施氮肥梯度的土壤线虫生态指数

Fig.4 The ecological indices of soil nematode communities across different nitrogen gradients in the grazed and ungrazed alpine meadows

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$; ns: $P > 0.05$; 不同小写字母表示同一年内相同处理的不同施肥梯度间差异显著 ($P < 0.05$)

2.5 土壤环境因子与土壤线虫群落的关系

方差分析结果表明,放牧与禁牧处理下,土壤有机碳(SOC)、土壤 pH、有效磷(AP)、速效钾(AK)和碱解氮(AN)在各施肥梯度间均无显著性差异(表4)。

典范对应分析(图5)结果表明,禁牧和放牧条件下,第一排序轴分别解释了土壤线虫群落和环境关系的 24.89%和 13.52%,第二排序轴分别解释了土壤线虫群落和环境关系的 14.78%和 6.54%。禁牧样地中,AP 是第一排序轴上影响土壤线虫群落的主要因素,解释率为 8.20%;第二排序轴上影响线虫群落的主要因素是 AK

和 WC,分别解释了 5.00%和 4.70%。放牧样地中,在第一排序轴上 pH 是影响土壤线虫群落的主要因素,解释率为 5.70%;第二排序轴上 WC 是主要影响因素,解释了 6.00%。由此可知,影响土壤线虫群落组成的主要环境因子是 AP 和 WC。

表 3 土壤线虫生态指数的三因素方差分析

Table 3 The results of three-way ANOVA on the ecological indices of soil nematode communities

生态指数 Ecological index	放牧 Grazing	施肥 Fertilization	年际 Year	施肥×放牧 Fertilization× Grazing	施肥×年际 Fertilization× Year	放牧×年际 Grazing× Year	施肥×放牧×年际 Fertilization× Grazing×Year
基础指数 Basal index	31.08 ^{***}	4.28 ^{**}	19.04 ^{***}	1.58 ^{ns}	1.35 ^{ns}	20.32 ^{***}	0.15 ^{ns}
通道指数 Channel index	0.85 ^{ns}	3.68 [*]	2.33 ^{ns}	0.19 ^{ns}	1.27 ^{ns}	8.30 ^{**}	1.61 ^{ns}
自由生活线虫成熟度指数 Maturity index	17.27 ^{***}	2.48 ^{ns}	0.33 ^{ns}	0.57 ^{ns}	1.25 ^{ns}	3.37 ^{ns}	2.96 [*]
植物寄生线虫成熟度指数 Plant parasites index	0.06 ^{ns}	5.08 ^{**}	1.21 ^{ns}	1.87 ^{ns}	2.00 ^{ns}	2.10 ^{ns}	2.48 ^{ns}
富集指数 Enrichment index	1.47 ^{ns}	2.51 ^{ns}	23.76 ^{***}	1.25 ^{ns}	0.88 ^{ns}	3.47 ^{ns}	0.64 ^{ns}
结构指数 Structure index	29.99 ^{***}	3.66 [*]	5.58 [*]	0.57 ^{ns}	0.45 ^{ns}	11.59 ^{**}	2.43 ^{ns}

* : $P<0.05$; ** : $P<0.01$; *** : $P<0.001$; ns: $P>0.05$

表 4 放牧与禁牧处理下各施氮肥梯度的土壤理化性质

Table 4 The soil properties across different nitrogen gradients in the grazed and ungrazed alpine meadows

处理 Treatment	pH	有机碳 Soil organic carbon/ (g/kg)	速效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)	速效钾 Available potassium/ (mg/kg)	碱解氮 Available nitrogen/ (mg/kg)	土壤含水量 Water content/%
禁牧 No Grazing						
CK	5.01±0.08	61.07±1.72	1.65±0.53	239.44±31.01	361.49±17.84	29.63±2.76
N ₂₀	4.86±0.08	59.35±5.79	1.50±0.49	202.02±17.62	342.24±59.34	35.65±3.17
N ₄₀	4.99±0.08	55.67±7.72	1.94±0.59	179.21±17.43	340.42±34.66	27.80±2.68
N ₆₀	4.83±0.13	58.57±2.79	1.86±0.45	186.10±27.88	329.13±11.93	33.04±3.11
F	1.21	0.16	1.43	1.54	0.17	1.77
P	0.34	0.93	0.27	0.24	0.91	0.19
放牧 Grazing						
CK	5.01±0.11	55.66±4.32	1.90±0.47	226.37±44.44	362.88±35.79	28.03±2.53
N ₂₀	4.99±0.06	55.21±5.82	1.31±0.18	202.20±42.57	329.50±31.35	30.59±1.94
N ₄₀	4.85±0.16	49.78±5.49	1.63±0.14	156.07±24.17	341.46±42.78	30.61±4.63
N ₆₀	4.89±0.11	54.42±3.83	2.41±0.58	158.32±4.45	353.64±26.22	31.39±1.36
F	0.61	0.38	1.42	4.25 ^H	0.92 ^H	0.32
P	0.62	0.77	0.28	0.24	0.82	0.81
双因素方差分析 Two-way ANOVA						
施肥 Fertilization						
F	0.92	0.60	1.05	2.72	0.27	1.35
P	0.44	0.62	0.39	0.06	0.85	0.28
放牧 Grazing						
F	0.02	2.38	0.07	0.76	0.03	0.56
P	0.88	0.13	0.80	0.39	0.88	0.46
施肥×放牧 Fertilization×Grazing						
F	0.80	0.02	0.46	0.11	0.12	0.77
P	0.51	0.99	0.71	0.95	0.95	0.52

H: 非参数检验

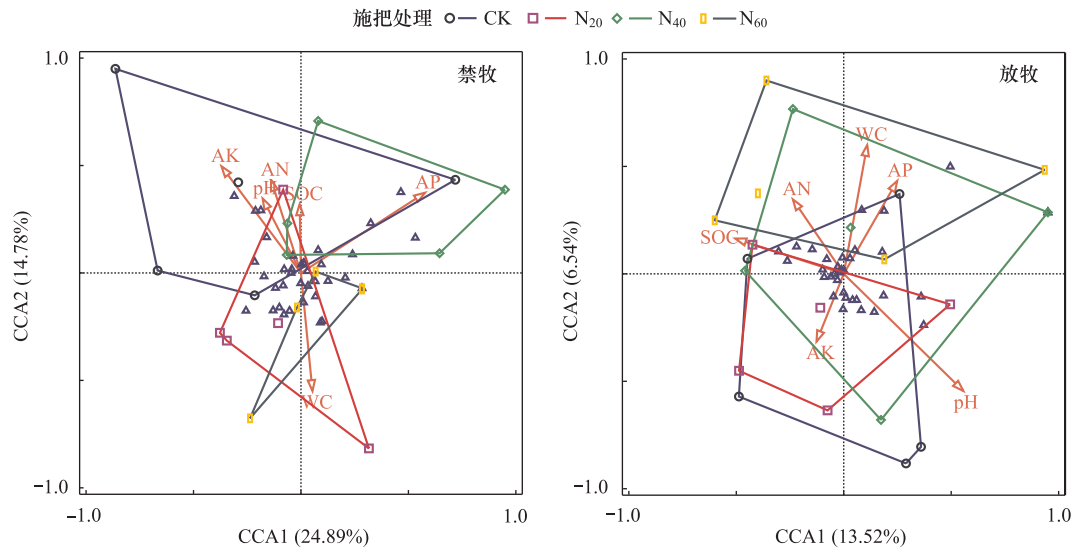


图 5 放牧与禁牧条件下土壤线虫群落与环境因子的典范对应分析

Fig.5 Canonical correspondence analysis(CCA) on the relationships between soil nematode communities and environmental factors in the grazed and ungrazed alpine meadows

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon;AK:速效钾 Available potassium;AN:碱解氮 Available nitrogen;AP:速效磷 Available phosphorus;红色箭头代表土壤环境因子;蓝色空心三角形代表土壤线虫的属

多元回归分析结果(表 5)表明,禁牧样地中土壤线虫密度和类群数与土壤含水量呈显著正相关($P<0.05$);通道指数、成熟度指数和杂食-捕食线虫相对密度与土壤 pH 呈显著正相关($P<0.05$ 或 0.01)。放牧样地的类群数、均匀度指数、基础指数、结构指数和杂食-捕食线虫相对密度与碱解氮含量有显著相关关系($P<0.05$);Shannon 指数和均匀度指数与土壤 pH 呈显著正相关($P<0.05$ 或 0.001)。

表 5 土壤线虫群落与环境因子的多元回归分析结果

Table 5 The correlation coefficients from multiple regression analyses on the relationships between soil nematode communities and environmental factors

放牧处理 Grazing treatment	指数 Index	pH	有机碳 Soil organic carbon	速效磷 Available phosphorus	速效钾 Available potassium	碱解氮 Available nitrogen	土壤含水量 Water content
禁牧 No grazing	密度						0.63 *
	类群数						0.45 *
	食细菌线虫密度						0.47 *
	基础指数					-0.60 *	
	通道指数	0.59 *					
	自由生活线虫成熟度指数	0.82 **		0.51 *	-0.69 *		
	植物寄生线虫成熟度指数	0.79 *		0.68 *			
	杂食-捕食线虫相对密度	0.85 **		0.51 *	-0.74 *	0.71 *	
放牧 Grazing	类群数					-0.60 *	
	Shannon 指数	0.65 *	-0.47 *				
	均匀度指数	0.89 ***				0.70 *	
	基础指数				-0.60 *	0.63 *	
	结构指数				0.64 *	-0.74 *	
	杂食-捕食线虫相对密度					-0.59 *	

* $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

3 讨论

3.1 禁牧与放牧条件下施肥对线虫群落密度与多样性的影响

研究结果表明,放牧样地土壤线虫密度显著高于禁牧样地,类群数与 Shannon 指数显著低于禁牧样地。其原因可能是,牲畜粪便输入可提高微生物群落的数量与功能^[35-36],促进土壤有机碳的分解,从而有利于提高机会主义者线虫密度。线虫多样性降低的原因可能是牲畜践踏增加了土壤容重,降低土壤孔隙度和水分,不利于土壤线虫的移动与生存^[13]。此外,还有研究发现放牧会使植物产生次生代谢物(如酚类),降低凋落物质量^[37],而食物资源的质量比数量对提高土壤动物多样性更重要^[38]。

研究显示,放牧和年际存在显著的交互作用,表明氮添加对线虫的影响随着不同的放牧处理而变化。禁牧条件下连续两年施肥降低了高寒草甸线虫多样性,而放牧条件下施肥提高了线虫多样性。其他研究也发现施氮肥会降低禁牧草地土壤线虫多样性^[39-40]。氮添加对线虫的负面影响可能是土壤酸化和铵态氮浓度上升^[40],土壤环境不利于土壤线虫的生存,进而降低了线虫总多样性^[41]。此外,氮添加还可能通过对植物群落的改变影响线虫群落。有研究表明,氮添加可能会减少植物向地下食物网输入资源的数量,进而抑制线虫群落多样性^[42]。放牧条件下施肥增加线虫多样性,原因可能是施氮增加了土壤养分,促进植物生长,缓解放牧草地线虫的资源限制。而在土壤肥力高的草地中,放牧通过促进根系分泌和增加排泄等途径提高了输入地下食物网资源的数量与质量,进而对土壤动物群落产生积极影响^[43]。此外,牲畜通过采食作用加快草地养分循环^[44],促进了土壤微生物的增长^[45],进而有利于土壤线虫多样性。

研究还发现禁牧样地 2022 年 N_{40} 和 CK 样地线虫群落的类群数和 Shannon 指数显著低于 N_{20} 和 N_{60} 样地。土壤线虫生活在土壤孔隙间的水膜中,土壤水分降低会限制线虫的移动与取食,进而对土壤线虫多样性产生消极影响^[46-47]。CK 与 N_{40} 样地土壤含水量较低(表 4),这可能是导致该处理线虫群落多样性较低的原因之一。土壤含水量差异的原因可能是研究样地为天然草地,存在一定的空间异质性。

3.2 禁牧与放牧条件下施肥对线虫营养类群的影响

2022 年禁牧与放牧样地的食真菌线虫密度及相对密度显著高于 2021 年,植食性线虫密度及相对密度则显著低于 2021,导致线虫群落的主要营养类群从食细菌和植食性线虫转变为食细菌和食真菌线虫,表明施氮肥可降低高寒草甸土壤食物网植食性线虫的生态功能,增强食微线虫生态功能。食真菌线虫主要食物来源是凋落物及腐殖质中的腐生真菌和菌根真菌^[48]。施氮肥一方面能促进植物生长,从而产生更多凋落物^[49],促进真菌的繁殖和生长;另一方面,氮添加还能改善凋落物质量^[50],提高丛枝真菌的丰富度^[51],进一步增加食真菌线虫的食物来源。因此,施氮肥促进了食真菌线虫增长。此外,Liang 等^[52]研究表明,中高水平氮添加使土壤理化性质改变对植食性线虫的影响强于植物群落变化产生的影响。根食性线虫摄食植物根部,更容易受到铵毒的抑制作用^[52-53],而其他研究则直接把铵用作控制根结线虫的杀线剂^[54]。高寒草甸土壤呈酸性(表 4),氮添加更容易使土壤铵浓度上升,从而对植食性线虫产生抑制。

3.3 禁牧与放牧条件下施肥对线虫群落生态指数的影响

研究发现放牧样地土壤线虫的基础指数显著高于禁牧样地,结构指数与成熟度显著低于禁牧样地。本实验的放牧样地在施肥前长期自由放牧,说明长期放牧会干扰高寒草甸土壤食物网。另外,放牧样地的基础指数在年际显著下降,富集指数和结构指数在年际显著增加,而禁牧样地中无显著变化,表明放牧条件下连续施氮肥可提高土壤食物网的稳定性、复杂性和养分富集功能等。氮添加在一定程度上缓解放牧草地的氮限制,有利于降低放牧对土壤食物网的干扰^[18]。此外,回归分析表明放牧样地的线虫结构指数和基础指数分别与碱解氮含量呈显著负相关和正相关关系,而碱解氮含量随着施肥梯度增加呈上升趋势,说明在特定的放牧强度下低氮添加更有利于增强土壤食物网的稳定性。由此可知,在川西北地区,放牧条件下的高寒草甸氮添加量在 20 g/m^2 时对土壤食物网相对有利。放牧样地的通道指数在年际呈显著下降且均低于 50,表明施氮肥增强细菌分解通道。其他研究也发以细菌为基础的分解通道常出现在高输入的系统中^[55-56]。高寒草甸生态系

统中添加氮肥增加了养分输入,使土壤食物网的分解通道转变为以细菌分解为主,加快了物质循环速率,也将促进植物生长。

4 结论

放牧与禁牧条件下连续两年施肥均改变了高寒草甸土壤线虫群落组成结构。放牧条件下施肥提高线虫多样性,增强土壤食物网稳定性、复杂性和养分富集功能,禁牧条件下连续施肥则降低线虫多样性。连续施肥显著增加了放牧与禁牧草地的食真菌线虫密度,降低了植食性线虫密度,使主要营养类群从食细菌和植食性线虫转变为食细菌和食真菌线虫。目前川西北高寒草甸最主要的利用方式是放牧,因此对高寒草甸进行施肥有助于增强土壤食物网的稳定性和生态功能。

参考文献 (References):

- [1] 沈海花,朱言坤,赵霞,耿晓庆,高树琴,方精云. 中国草地资源的现状分析. 科学通报, 2016, 61(02): 139-154.
- [2] 王伟,德科加. 不同氮肥及施氮水平对称多县高寒草甸生物量和养分的影响. 草地学报, 2015, 23(5): 968-977.
- [3] 张金霞,曹广民. 高寒草甸生态系统氮素循环. 生态学报, 1999(4): 509-512.
- [4] Baethgen W E, Alley M M. Nonexchangeable ammonium nitrogen contribution to plant available nitrogen. Soil Science Society of America Journal, 1987, 51(1): 110-115.
- [5] 周莉. 青藏高原草原畜牧业绿色发展研究——以阿坝藏族羌族自治州为例[D]. 成都: 四川大学, 2022.
- [6] 宗宁,石培礼,宋明华,林琳,马维玲,蒋婧,付刚,何永涛,张宪洲. 模拟放牧改变了氮添加作用下高寒草甸生物量的分配模式. 自然资源学报, 2012, 27(10): 1696-1707.
- [7] van den Hoogen J, Geisen S, Routh D, Ferris H, Traunspurger W, Wardle D A, de Goede R G M, Adams B J, Ahmad W, Andriuzzi W S, Bardgett R D, Bonkowski M, Campos-Herrera R, Cares J E, Caruso T, de Brito Caixeta L, Chen X Y, Costa S R, Creamer R, Mauro da Cunha Castro J, Dam M, Djigal D, Escuer M, Griffiths B S, Gutiérrez C, Hobbie K, Kalinkina D, Kardol P, Kergunteuil A, Korthals G, Krashevskaya V, Kudrin A A, Li Q, Liang W J, Magilton M, Marais M, Martín J A R, Matveeva E, Mayad E H, Mulder C, Mullin P, Neilson R, Duong Nguyen T A, Nielsen U N, Okada H, Rius J E P, Pan K W, Peneva V, Pellissier L, Carlos Pereira da Silva J, Pitteloud C, Powers T O, Powers K, Quist C W, Rasmann S, Moreno S S, Scheu S, Setälä H, Sushchuk A, Tiunov A V, Trap J, van der Putten W, Vestergård M, Villenave C, Waeyenbergh L, Wall D H, Wilschut R, Wright D G, Yang J I, Crowther T W. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale. Nature, 2019, 572: 194-198.
- [8] Wilschut R A, Geisen S. Nematodes as drivers of plant performance in natural systems. Trends in Plant Science, 2021, 26(3): 237-247.
- [9] Ferris H, Bongers T, de Goede R. A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. Applied Soil Ecology, 2001, 18(1): 13-29.
- [10] Briar S S, Grewal P S, Somasekhar N, Stinner D, Miller S A. Soil nematode community, organic matter, microbial biomass and nitrogen dynamics in field plots transitioning from conventional to organic management. Applied Soil Ecology, 2007, 37(3): 256-266.
- [11] Bongers T, Ferris H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. Trends in Ecology & Evolution, 1999, 14(6): 224-228.
- [12] Bardgett R D, Wardle D A, Yeates G W. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. Soil Biology and Biochemistry, 1998, 30(14): 1867-1878.
- [13] Chen Y, Zhang Y, Nielsen U N, Ma Q H, Zhang X, Huang X W, Pan D F, Yue X Q, Liu J S, Wang D L. Cattle grazing mitigates the negative impacts of nitrogen addition on soil nematode communities. Ecological Indicators, 2021, 129: 107876.
- [14] 魏雪,李雨,吴鹏飞. 青藏高原不同牧草人工草地对土壤线虫群落的影响. 生态学报, 2022, 42(03): 1071-1087.
- [15] 张杰琦,李奇,任正炜,杨雪,王刚. 氮素添加对青藏高原高寒草甸植物群落物种丰富度及其与地上生产力关系的影响. 植物生态学报, 2010, 34(10): 1125-1131.
- [16] 张骥. 氮磷添加对青藏高原高寒草甸土壤有机碳降解的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [17] 代迪,字洪标,杨有芳,阿的鲁骥,陈焱,罗雪萍,王长庭. 高寒草甸土壤微生物功能多样性对氮肥添加的响应. 水土保持研究, 2018, 25(2): 137-144.
- [18] 张志委,胡艳宇,魏海伟,侯双利,殷江霞,吕晓涛. 氮磷输入对过度放牧退化草原土壤线虫群落的影响. 应用生态学报, 2019, 30(11): 3903-3910.
- [19] 胡靖. 青藏高原东缘高寒草甸土壤线虫群落对施肥和放牧的响应研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2015.
- [20] 杨树晶,唐祯勇,赵磊,如学. 放牧强度对川西北高寒草甸土壤理化性质的影响. 草学, 2019(1): 57-61.
- [21] 乌日娜,马帅,兰岚,田佳鹏,丁伟,周志军,王明达,毕连才,王陇. 大兴安岭南缘林草过渡区放牧对土壤氮素含量的影响. 陆地生态系统与保护学报, 2023, 3(5): 48-55.
- [22] 胡靖,何贵勇,尹鑫,李兰平,陈晗,闫俊,杜国祯. 放牧管理对青藏高原东缘高寒草甸土壤线虫的影响. 土壤学报, 2016, 53(6): 1506-1516.
- [23] 杨青. 高寒草甸土壤理化性质及微生物量对放牧与施肥干扰的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2013.

- [24] 张勇群, 毛庆功, 王聪, 王森浩, 刘滔, 莫江明, 鲁显楷. 氮沉降对土壤线虫群落影响的研究进展. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(1): 105-114.
- [25] Poudel D D, Horwath W R, Mitchell J P, Temple S R. Impacts of cropping systems on soil nitrogen storage and loss. *Agricultural Systems*, 2001, 68(3): 253-268.
- [26] 武崎, 吴鹏飞, 王群, 文勇立, 高艳美, 张荣芝, 龙伟. 放牧强度对高寒草地不同类群土壤动物的群落结构和多样性的影响. 中国农业科学, 2016, 49(9): 1826-1834.
- [27] 李鑫, 魏雪, 王长庭, 任晓, 吴鹏飞. 外源性养分添加对高寒草甸土壤节肢动物群落的影响. 草业学报, 2022, 31(4): 155-164.
- [28] 沈振西, 周兴民, 陈佐忠, 周华坤. 高寒矮嵩草草甸植物类群对模拟降水和施氮的响应. 植物生态学报, 2002, 26(3): 288-294.
- [29] 尹文英. 中国土壤动物检索图鉴. 北京: 科学出版社, 1998.
- [30] 张晓珂, 梁文举, 李琪. 长白山森林土壤线虫: 形态分类与分布格局. 北京: 中国农业出版社, 2013.
- [31] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [32] 杨锐, 吴鹏飞, 魏雪. 天然高寒草地转变为燕麦人工草地对土壤线虫群落的影响. 生态学报, 2020, 40(14): 4903-4920.
- [33] Simpson J B. Fossil pollen of *Metasequoia* type. *Nature*, 1949, 163(4150): 771.
- [34] Bongers T. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 1990, 83(1): 14-19.
- [35] 孔涛, 马瑜, 刘民, 朱朝辉, 何志明. 生物有机肥对土壤养分和土壤微生物的影响. 干旱区研究, 2016, 33(4): 884-891.
- [36] Wang K H, McSorley R, Bohlen P, Gathumbi S M. Cattle grazing increases microbial biomass and alters soil nematode communities in subtropical pastures. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(7): 1956-1965.
- [37] Rhoades D F. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *The American Naturalist*, 1985, 125(2): 205-238.
- [38] DuPont S T, Ferris H, Van Horn M. Effects of cover crop quality and quantity on nematode-based soil food webs and nutrient cycling. *Applied Soil Ecology*, 2009, 41(2): 157-167.
- [39] Liang W J, Lou Y L, Li Q, Zhong S, Zhang X K, Wang J K. Nematode faunal response to long-term application of nitrogen fertilizer and organic manure in Northeast China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(5): 883-890.
- [40] Wang H L, Liu G C, Huang B B, Wang X C, Xing Y J, Wang Q G. Long-term nitrogen addition and precipitation reduction decrease soil nematode community diversity in a temperate forest. *Applied Soil Ecology*, 2021, 162: 103895.
- [41] Christensen S, Alpehi J, Vestergård M, Vestergaard P. Nematode migration and nutrient diffusion between vetch and barley material in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(7): 1410-1417.
- [42] Högborg M N, Briones M J I, Keel S G, Metcalfe D B, Campbell C, Midwood A J, Thornton B, Hurry V, Linder S, Näsholm T, Högborg P. Quantification of effects of season and nitrogen supply on tree below-ground carbon transfer to ectomycorrhizal fungi and other soil organisms in a boreal pine forest. *The New Phytologist*, 2010, 187(2): 485-493.
- [43] Bardgett R D, Wardle D A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 2003, 84(9): 2258-2268.
- [44] de Mazancourt C, Loreau M, Abbadie L. Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology*, 1998, 79(7): 2242.
- [45] Bardgett R D, Jones A C, Jones D L, Kemmitt S J, Cook R, Hobbs P J. Soil microbial community patterns related to the history and intensity of grazing in sub-montane ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12/13): 1653-1664.
- [46] Yan D M, Yan D H, Song X S, Yu Z L, Peng D, Ting X, Weng B S. Community structure of soil nematodes under different drought conditions. *Geoderma*, 2018, 325: 110-116.
- [47] Ankrom K E, Franco A L C, Fonte S J, Gherardi L A, de Tomasel C M, Wepking C, Guan P T, Cui S Y, Sala O E, Wall D H. Ecological maturity and stability of nematode communities in response to precipitation manipulations in grasslands. *Applied Soil Ecology*, 2022, 170: 104263.
- [48] Ferris H, Venette R C, Scow K M. Soil management to enhance bacterivore and fungivore nematode populations and their nitrogen mineralisation function. *Applied Soil Ecology*, 2004, 25(1): 19-35.
- [49] 张蔷, 李家湘, 樊晓亮, 徐文婷, 谢宗强. 氮添加对中亚热带杜鹃灌丛凋落物生产和叶分解的影响. 生态学报, 2021, 41(6): 2372-2383.
- [50] 岳可欣, 龚吉蕊, 于上媛, 宝音陶格涛, 杨波, 王彪, 朱趁趁, 张子荷, 矢佳昱. 氮添加下典型草原凋落物质量和土壤酶活性对凋落物分解速率的影响. 草业学报, 2020, 29(6): 71-82.
- [51] Zheng Y, Kim Y C, Tian X F, Chen L, Yang W, Gao C, Song M H, Xu X L, Guo L D. Differential responses of arbuscular mycorrhizal fungi to nitrogen addition in a near pristine Tibetan alpine meadow. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 89(3): 594-605.
- [52] Wei C Z, Zheng H F, Li Q, Lü X T, Yu Q, Zhang H Y, Chen Q S, He N P, Kardol P, Liang W J, Han X G. Nitrogen addition regulates soil nematode community composition through ammonium suppression. *PLoS One*, 2012, 7(8): e43384.
- [53] Veen G F, Olff H, Duyts H, van der Putten W H. Vertebrate herbivores influence soil nematodes by modifying plant communities. *Ecology*, 2010, 91(3): 828-835.
- [54] Rodríguez-Kábana R. Organic and inorganic nitrogen amendments to soil as nematode suppressants. *Journal of Nematology*, 1986, 18(2): 129-134.
- [55] Ruan W B, Sang Y, Chen Q, Zhu X, Lin S, Gao Y B. The response of soil nematode community to nitrogen, water, and grazing history in the inner Mongolian steppe, China. *Ecosystems*, 2012, 15(7): 1121-1133.
- [56] Yeates G W. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of Soils*, 2003, 37(4): 199-210.